cephale Areal, d. h. die Anlage der praechordalen Platte, sicher vollständig entfernt. Dennoch sind die Ausfälle im Archencephalon (punktiert + schraffiert in Abb. 5) nicht häufiger als in C. Umgekehrt wurde in der Reihe C unter Schonung der praechordalen Platte hauptsächlich der deuterencephale Induktor entfernt, ohne dass eine entsprechende Vermehrung deuterencephaler Defektkeime eingetreten ist. Gallera, der 1949 die gleiche Frage in einem kombinierten Induktionsversuch prüfte, ist zu gleichartigen Resultaten gekommen, sodass wir annehmen dürfen, dass sich bei der Regulation der archencephale und deuterencephale Induktor gegenseitig vertreten können. In Uebereinstimmung mit einer von Lehmann (1948) geäusserten Ansicht scheint aber die Sonderung in ein archencephales und ein deuterencephales Feld der erste Schritt bei den Segregationsprozessen im Kopforganisator zu sein, sodass vorzugsweise der archencephale Bereich als Ganzes von der Reduktion oder dem völligen Ausfall betroffen wird.

LITERATUR

Gallera, J. Arch. Anat., Hist. et Embryol. *32*, 4/8, S. 121. — Lehmann, F. E. 1926, Roux Arch. Entw. mech. *108*, S. 243; 1928, Roux Arch. Entw. mech. *113*, S. 123; 1938, Roux Arch. Entw. mech. *138*, S. 106; 1948, Arch. J. Klaus Stift. *23*, S. 569. — Pasteels, J. 1942, J. exp. Zool. *89*, S. 255. — Töndury, G. 1937, Roux Arch. *136*, S. 529. — Shen, G. 1938, Roux Arch. Entw. mech. *137*, S. 271.

No 34. **Klaus Mampell,** University of Pennsylvania, Philadelphia. — Wandlungen des Organischen.[1]

In einer Zeit, da sich die Biologie in unzähligen Spezialstudien verzettelt, ist es nötiger denn je, sich an umfassende Spekulationen heranzuwagen, um wieder eine Übersicht zu gewinnen. Es gibt ja in unserer Wissenschaft keine Theorie, die für das Organische in

[1]Gastvortrag vor der schweizerischen Gesellschaft im Zürich am 18. Marz 1951 gehalten

seiner Gesamtheit gültig wäre, es sei denn, man wollte die Darwinsche Evolutionstheorie dafür betrachten. Das Phänomen der Evolution kann heute nicht mehr bezweifelt werden; ob aber die Darwinsche Lehre genügt, um die treibende Kraft zur erklären, ist fräglich. Es ist seltsam: Bei der Ontogenese sollen wir nach Haeckels „biogenetischem Gesetz" im Grunde genommen mit demselben Prozess zu tun haben wie bei der Phylogenese; dennoch sollen bei der Entfaltung des Ganzen die unvorhersehbaren Einflüsse der Umwelt und die Konkurrenz der Teile verantwortlich gemacht werden, während bei der Entfaltung des Einzelwesens alles Veranlagung und die Zusammenarbeit der Teile sein soll. Kann denn die Evolution zu gleicher Zeit auf blindem Zufall und auf einer inneren Gesetzmässigkeit beruhen ? Vielleicht erscheint es paradox, diese Frage zu bejahen; man denke jedoch daran, dass der Zufall, wenn er massenweise auftritt, seine Gesetzmässigkeit offenbart; und es soll hier versucht werden, der Evolution mit diesem Schlüssel beizukommen.

Die Gedanken, die hier ausgedrückt werden, sind auf die Biologie gemünzt. Sie müssen daher ohne Rücksicht auf schon bestehende Prinzipien der anderen Naturwissenschaften bewertet werden. Vorläufig hat die Biologie ihre eigene Logik, die von biologischen Phänomenen herrührt. Die Entscheidung darüber, ob die hier dargelegte Logik richtig ist, muss anderen überlassen werden; ich wäre jedenfalls schon zufrieden, wenn diese Ausführungen nur dazu dienen, eine längst fällig gewordene Diskussion anzuregen.

Die Evolution befasst sich mit der qualitativen Vermehrung der Lebewesen; die quantitative nimmt sie als gegeben an. Tatsache ist, dass die Zahl der Unterschiede zwischen den Lebewesen immer grösser geworden ist, je mehr Lebewesen entstanden sind. Wir führen das Entstehen dieser Unterschiede auf plötzlich auftretende Mutationen zurück. Wir wissen nicht nur, dass die Lebewesen mutieren, wir wissen auch, dass diese Mutation kein fortwährender Prozess ist, sondern einer, der gelegentlich auftritt. Jede Mutation kann als individueller Vorgang beobachtet werden. Sie ist gewissermassen ein Evolutionsquantum. Die Evolution fliesst nicht gleichmässig dahin, sondern macht einzelne Sprünge. Die Zahl der einzelnen Mutationsmöglichkeiten in einem Lebewesen ist zweifellos sehr gross. Sie muss aber endlich sein. Ein Lebewesen ist ein Stoff von bestimmter Ausdehnung. Es muss daher eine

begrenzte Zahl der mutablen Teile geben. Jeder mutable Teil kann unabhängig von allen anderen mutieren. Da wir für die Lebewesen einen Anfang annehmen, und da die jetzigen Lebewesen durch Mutation aus den ersten hervorgegangen sind, müssen die ersten Lebewesen im Vergleich zu den gegenwärtigen logischerweise völlig unmutiert gewesen sein. Der Lebensstoff, den wir willkürlich als den anfänglichen bezeichnen, hätte also lauter unmutierte Teile. Nach grösstmöglicher Evolution hätten wir einen Lebensstoff mit lauter mutierten Teilen. Das wäre das völlige Ende aller Evolution, und alles, wofür wir einen Anfang annehmen, muss aus logischer Notwendigkeit auch ein Ende haben. Wenn die organische Evolution irgendwo anfängt, so muss sie auch irgendwo aufhören. Zwischen diesen Extremen aber entwickeln sich die Lebewesen durch die allmähliche Addition der verschiedenen möglichen Mutationen.

In ihrer äussersten Form als Deletion oder völliger Verlust eines mutablen Teils ist die Mutation nicht reversibel, dass heisst, was einmal total verschwunden ist, kann nicht mehr de novo erzeugt werden. Die Lebewesen können also theoretisch den Endpunkt der völligen möglichen Mutation erreichen, obschon dies praktisch nie geschieht. Die totale Mutation muss ja mit der Zeit immer langsamer werden. Je mehr die Zahl der mutablen Teile abnimmt, desto mehr nimmt naturgemäss die Zahl der möglichen Mutationen ab. Je höher die Evolutionsstufe ist, auf der ein bestimmtes Lebewesen angekommen ist, desto unwahrscheinlicher ist es, dass dieses Lebewesen die nächst höhere Stufe erreicht. Wenn die Hälfte aller mutablen Teile innerhalb einer gewissen Zeit mutiert, so ist eine ebenso lange Zeit nötig, bis die Hälfte des Restes mutiert hat, und so weiter. Die völlige mögliche Mutation wird ebenso wenig verwirklicht wie etwa die völlige Verwandlung allen radioaktiven Stoffes. Was nun die Halbwertzeit des Organischen auch sei, wie lange es also auch daure, bis die spontane Mutation die Hälfte aller mutablen Teile erfasst hat, wir sollten für die früheren Stadien der Evolution ein schnelleres Tempo bemerken als für die später folgenden.

Wir wollen einmal die paläontologische Geschichte in zwei etwa gleiche Perioden einteilen und die Fortschritte der Evolution in diesen zwei Perioden miteinander vergleichen. Nehmen wir an, das Leben sei vor etwa 550 Millionen Jahren auf der Erde entstanden. Um diese Zeit erscheinen die ersten Spuren primitiver Lebewesen.

Wie weit aber evolvierten sie in der ersten Hälfte ihrer Geschichte, also in den ersten 225 Millionen Jahren ! Alles bis zu den Reptilien hinauf erschien. Was ist denn in der zweiten Hälfte geschehen, das sich mit diesem Riesenschritt vergleichen liesse ? Die Vögel und Säugetiere entwickelten sich, und teilen wir diese letztere Periode wieder in zwei etwa gleiche Hälften ein, so sehen wir, dass auch hier der grosse Schritt in der ersten Hälfte gemacht wurde. Es ist in der Entwicklung einer jeden Gruppe dieselbe Erscheinung, ob es sich dabei um das Leben in seiner Gesamtheit handelt, um eine Klasse, eine Ordnung oder eine gewisse Art: Das Tempo ihrer Evolution nimmt immer mehr ab, bis es vergleichsweise bedeutungslos wird. Es ist ja gleichgültig, wieviel Evolution vorausgegangen ist, die verhältnismässige Verlangsamung muss bei jeder Grössenordnung in Erscheinung treten.

Wenn die Verteilung der Mutationen auf die einzelnen Lebewesen mit gleichen Mutationsmöglichkeiten vom Zufall abhängig ist, so ist es theoretisch nicht notwendig, dass alle diese Lebewesen mutieren. Es ist möglich, dass manche nie mutieren, andere sehr oft. Daher die Tatsache, dass die Evolution hier schneller, dort langsamer fortzuschreiten scheint. Ein Lebewesen könnte ja rein aus Zufall von mehreren Mutationen betroffen worden sein, wenn die Mehrzahl der Lebewesen noch völlig unmutiert wäre. Wenn zum Beispiel durchschnittlich zehn Mutationen in hundert Taufliegen auftreten, so wird man ungefähr unter einer Million Individuen eines finden, das sechs Mutationen auf sich vereinigt. Dieses eine hat also in der Evolution unsrer *Drosophila*kultur bereits sechs Sprünge vorwärts gemacht, wenn über 90% der Individuen noch auf der Stelle treten. Die Evolution kommt daher gewissermassen einem Wettlauf gleich. Obwohl eine gewisse Anzahl von Lebewesen etwa auf dem selben Punkt beginnen, kommen manche doch viel schneller ans Ziel als andere. Je länger der Wettlauf weitergeht, desto mehr streckt sich die Linie der Läufer. Jedoch gibt es zu jeder Zeit einen Abschnitt der Strecke, auf dem die meisten Läufer sind, zuerst am Start, zuletzt am Ziel; während des Laufes aber schiebt sich der Klumpen von Teilnehmern dem Ziele zu, wenn er auch manche Teilnehmer nach beiden Richtungen verliert, zuerst allzu Schnelle, schliesslich allzu Langsame. Um das Bild des Wettlaufs zu vervollständigen, kann man sagen, dass die einzelnen Läufer immer langsamer vorwärts kommen, je näher sie dem Ziele sind.

Die am weitesten gelaufen sind, die sind auch am meisten erschöpft. Obwohl sie aber viel langsamer vorwärts kommen als solche, die nicht so erschöpft sind, erschlaffen die letzteren mit der Zeit genau so und verlangsamen ihren Lauf. Die einmal weit voraus sind, werden daher kaum mehr eingeholt.

Hiermit haben wir die Erklärung für die Situation, die wir in der lebenden Welt beobachten. Die primitivsten Lebewesen existieren neben den am weitesten evolvierten. Die Streckung der Linie im phylogenetischen Wettlauf verlangt, dass die gegenwärtigen Formen zumeist neben ihren ungefähren Ahnen einherleben. Die Insekten sind doch wohl viel weiter als die Tausendfüsser von einem gemeinsamen Ahnen entfernt. Die Säugetiere sind weiter als die Lanzettfische von ihrem gemeinsamen Ahnen hinwegevolviert. Die Tausendfüsser oder Lanzettfische sind eben die Nachzügler, von denen gesprochen wurde. Die ursprünglichen Formen werden von den Mutanten zwar mehr und mehr verdrängt; es ist aber dennoch unwahrscheinlich, dass sie ganz verschwinden. Wenn man die Selektionstheorie konsequent anwendet, so müsste man zu dem Schluss kommen, dass ganz allgemein das von der Natur begünstigt wird, was evolviert; sonst gäbe es ja keine Evolution. In dem Fall kann man aber die Selektion als eine Selbstverständlichkeit und Binsenwahrheit überhaupt aus dem Spiele lassen. Wer das darwinistische Dogma nicht von sich abschütteln kann, würde die ungeheure Zahl der Arten in der Ordnung der Käfer mit der Behauptung erklären, die Käfer seien aus dem Kampf ums Dasein ausserordentlich siegreich hervorgegangen. Dagegen wird hier nur behauptet, dass die Käfer im phylogenetischen Wettlauf recht mittelmässige Läufer sind, da das Gedränge hier am dichtesten wird. Im übrigen finden meine evolutionistischen Darbietungen auf dem Sportplatz statt, und nicht auf dem Schlachtfeld.

Wo die Mutation eines Teils das Ganze ändert und wo es viele mutable Teile gibt, ist die Variabilität praktisch unendlich. Um ein Beispiel zu geben, darf man bloss daran erinnern, dass die Zahl der Gene in der *Drosophila* auf etwa zehntausend geschätzt wurde. Wenn jedes dieser Gene bloss zwei Allelomorphen hätte, so könnte man durch alle möglichen Genkombinationen schon $2^{10'000}$ verschiedene Fliegen erhalten. Das ist eine stattliche Zahl, besonders, wenn man daran denkt, dass die Anzahl der Elektronen im ganzen erkennbaren Weltall auf einen winzigen Bruchteil dieser

Zahl geschätzt wurde. Je nach dem zufälligen Zusammentreffen der Mutationen kann man schon mit wenigen Möglichkeiten eine stattliche Anzahl verschiedener Mutanten erhalten. Von Anfang an kommt die Evolution daher einer Differenzierung gleich, und jede Mutante entwickelt sich durch weitere Differenzierung in soundsoviele neue und so fort. Die phylogenetische Differenzierung ist wie die Differenzierung im Binom. In unserm Falle wäre a = unmutiert, b = mutiert, und wir hätten n mutable Teile; also $(a + b)^n$. Nehmen wir einmal als Beispiel der Evolution die *Drosophila* mit ihren zehntausend Genen. Die Fliege, an der wir unser Evolutionsbeispiel vorführen wollen, bezeichnen wir als $a^{10'000}$; ein Individuum also, das lauter unmutierte Gene hat; das ist unser relativer Anfang. Wenn jedes der zehntausend Gene nur einen mutanten Allelomorphen hätte, so ergeben alle Fliegen, die eine Mutation aufweisen, den nächsten Ausdruck des Binoms, nämlich 10'000 $a^{9'999}$ b. Durch zwei Mutationen entsteht der nächste Ausdruck, nämlich 49'995'000 $a^{9'998}$ b^2. Mit drei Mutationen in allen ihren möglichen Kombinationen erhielten wir bereits etwa 160 Milliarden verschiedene Fliegen, und so wächst die Zahl mit jedem Mutationsschritt weiter ins Unermessliche. Die Evolution unsrer *Drosophila*-kultur würde also zunächst auf eine Divergenz hinauslaufen, wie die Entwicklung des Binoms zunächst eine Divergenz ist. Wir können daher das Bild unsres Wettlaufs weiter vervollständigen, indem wir uns das Rennen auf einer Kugel vorstellen. Der Start ist auf dem Pol, und je weiter sich die Läufer vom Pol entfernen, desto weiter entfernen sie sich auch voneinander; sie können nach allen möglichen Richtungen laufen und höchstwahrscheinlich werden sie endlich in der äquatorialen Region ankommen. Die Divergenz des Binoms bedeutet auch die Divergenz der Lebewesen. Sicherlich zeigt uns die lebende Welt diese evolutionistische Tendenz. Je mehr sich das Leben ausgebreitet hat, desto variabler ist es geworden. Das ist eine ganz natürliche Konsequenz mathematischer Erwägungen und hat nichts mit darwinistischem Erfolg oder Misserfolg zu tun. Der darwinistische Wettkampf der Arten, bei dem die beste als Sieger hervorgehen soll, wäre ja ganz schön und gut, wenn man in der Evolution etwa mit einer Million Arten anfinge und schliesslich mit dem einen Superwesen aufhörte; es ist aber paradoxerweise gerade umgekehrt: man fängt mit einer Art an, und je länger der Kampf ums Dasein anhält, desto

mehr Sieger gibt es, gegenwärtig bereits über eine Million. Was ist das für eine perverse Konkurrenz ? In unserm Fall dagegen ist es ganz natürlich und mathematisch richtig, dass im divergenten Stadium der Evolution die primitiven Tiere eine viel geringere Variabilität aufweisen als die hochevolvierten. Auf einer niedrigeren Stufe gibt es nun einmal nicht diese Variationsmöglichkeiten. Und das muss wieder für eine jede Grössenordnung zutreffen. Wir können die Lebewesen in ihrer Gesamtheit nehmen oder eine gewisse Klasse herausgreifen. Wenn zum Beispiel unter den Insekten die *Aptera* zu den primitivsten Vertretern dieser Gruppe gehören, so erwarten wir nicht viele Arten unter ihnen; die *Coleoptera* dagegen als höher evolvierte Ordnung haben auch eine hohe Zahl der Arten. Allerdings wären die höchst evolvierten Vertreter einer Gruppe wieder weniger variabel; der Grad der Variabilität kann daher nicht als einziger Masstab des Fortschritts genommen werden.

Niemals könnte die Zahl der möglichen Variationen in der lebenden Welt realisiert werden; denn diese Zahl ist phantastisch viel grösser als die Zahl der Lebewesen. Damit erkennen wir sogleich den Grund für die Lücken, die in der Kontinuität der Variation entstehen. Auch ohne jedwede Selektion müssten diese Lücken auftreten, solange die Zahl der Lebewesen überhaupt beschränkt bleiben muss, und wir haben schon gesehen, dass im ganzen Weltall kein Platz wäre, alle denkbaren Variationen unterzubringen, geschweige denn auf der Erde. Es gibt daher potentielle Variationen, die überhaupt nie in Erscheinung treten, und eine ganz anders beschaffene lebende Welt als die uns bekannte wäre unter genau den gleichen Umständen wohl möglich.

Die Divergenz des Binoms $(a + b)^n$ geht bis zum Mittelpunkt oder wo die Hälfte der mutablen Teile mutiert ist, die andere noch unmutiert; in unsrer *Drosophila* mit den zehntausend Genen entspräche dieser Punkt dem Ausdruck $\binom{10'000}{5000} a^{5000} b^{5000}$; darüber hinaus beginnt die Konvergenz. Wenn die Lebewesen wirklich auf den Endpunkt zumutieren sollten, so böte das konvergierende Stadium der Evolution ein seltsames Bild. Wogegen sich die Lebewesen auf dem divergierenden Stadium immer unähnlicher werden, müssten sie sich auf dem konvergierenden wieder ähnlicher werden, da die Zahl der möglichen Unterschiede ja wieder abnimmt. Auf den am weitesten evolvierten Stadien müsste es also wieder

weniger Arten geben. Man müsste hier Lebewesen finden, deren Ahnen sich weiter voneinander unterschieden als die dann lebenden Formen. Nun ist es allerdings sehr schwer, sich vorzustellen, dass zwei Lebewesen, die gegenwärtig grundverschieden sind, trotz noch so langer Evolution Nachkommen haben könnten, die einander so ähnlich wären, dass sie gar völlig miteinander verschmelzen; dass es also dereinst ein Lebewesen geben könnte, welches sich unter anderem väterlicherseits von einem Hund herleitet, mütterlicherseits von einem Käfer. Andrerseits scheint man nicht daran zu zweifeln, dass eben dieser Hund und eben dieser Käfer vor einigen hundert Millionen Jahren ein und denselben Urahnen hatten. Stellt das eine grössere Anforderungen an unsre Phantasie als das andere ? Der Unterschied besteht vielleicht nur darin, dass das eine jahrzehntelang in der Phantasie herumgespukt hat und sich inzwischen unauffällig in eine scheinbare Tatsache verwandelt hat, die keines weiteren Beweises bedarf, während das andere gerade jetzt in die Diskussion geworfen wurde und daher auch nicht weiter ernst genommen wird.

Bisher haben wir uns nur mit zwei Stadien eines Gens beschäftigt, dem unmutierten und dem mutierten. Man muss sich aber nunmehr fragen, ob es nicht mehr als ein mutantes Stadium geben kann. Wenn Mutation immer Genverlust bedeutete, so gäbe es freilich nur eine Art der Mutation; wir wissen aber, dass dem nicht so ist. Bei den Chromosomenmutationen gibt es sowohl Deletionen wie auch Duplikationen, und es gibt Mutationen, die weder Gewinn noch Verlust bedeuten, nämlich die Inversionen und Translokationen. Was bei den sogenannten Genmutationen vor sich geht, wissen wir nicht. Es muss sich aber auch da um Verluste und Gewinne und qualitative Mutationen handeln. Wie entsteht überhaupt die spontane Mutation, die allen Lebewesen eigen ist, auch solchen, die von jedweden Strahlen, einschliesslich der kosmischen, geschützt werden ? Sollte etwa nach erfolgter Verdoppelung der Gene die Teilung des öfteren auch V e r t e i l u n g bedeuten ? Anstatt dass von jedem Gen immer eines hierhin, eines dahin geht, gingen dann manchmal beide hierhin, und keines dahin. Es ist uns ja bekannt, dass ganze Chromosomen von solch ungleichmässigen Verteilungen betroffen werden. Und das könnte bei den kleinsten Bestandteilen der Chromosomen auch der Fall sein. Zwar sind die Gene in den Chromosomen für die meisten

Genetiker wie die Perlen an einer Perlenschnur, wir dürfen aber keine solchen Vorurteile haben, wenn diese auch durch die Tradition geheiligt sind. „Gen“ wird hier als Synonym für „mutabler Teil“ gebraucht. Wenn eine homogene Gruppe von Lebewesen durch Mutation heterogen wird, so können wir jede Unterscheidungsmöglichkeit als Gen bezeichnen. Ein Gen ist also ein sehr dehnbarer Begriff. Die Zahl der Gene in einem Lebewesen hängt von der Zahl der feststellbaren Unterschiede ab. Über die Grösse und Beschaffenheit eines solch relativen Begriffes lässt sich daher kaum etwas aussagen. Ob Addition oder Subtraktion eines mutablen Teils nun ein ganzes Chromosom erfasst oder ein einziges Elektron, es muss im Durchschnitt so viel gewonnen wie verloren werden. Dehnen wir die Mutation auf das Organische in seiner Gesamtheit aus, so ändert es sich in seiner Gesamtheit nur qualitativ; seine einzelnen Teile aber ändern sich auch quantitativ. Da die Subtraktionen und Additionen in den einzelnen Teilen mathematischen Regeln folgen müssen, bedeutet ungenaue Verteilung oder ungenaue Reproduktion nichts weiter als progressive Entmischung der Gene. Das Lebewesen, mit dem die Evolution anfängt, hätte alle Gene; das ideale Ende der Evolution wäre ein Zustand, wo alle Lebewesen nur noch eines dieser Gene haben, wenn auch dieses eine in vielfacher Zahl. In der lebenden Welt insgesamt wäre dann alles noch vorhanden und auch im selben Verhältnis zueinander wie eh und je, aber es wäre anders auf die Einzelwesen verteilt.

Was sind nun die Folgen der Mutation für das einzelne Lebewesen ? Der Verlust eines Gens bedeutet im allgemeinen auch den Verlust einer autosynthetischen Funktion. Das so mutierte Lebewesen kann einen gewissen Stoff, der zum Aufbau seiner eigenen Substanz nötig ist, nicht mehr erzeugen. Ein Verlust hier kann auch nicht durch einen Gewinn dort wettgemacht werden. Wenn ein Organismus zum Beispiel kein Vitamin A mehr erzeugen kann, so hilft es ihm nicht viel, wenn er dafür zweimal so viel Vitamin C erzeugt. Die Lebewesen würden sich mit fortschreitender Evolution immer mehr auf die Produktion gewisser Substanzen beschränken, und dabei heisst Unfähigkeit in dieser Beziehung oft umso grössere Fähigkeiten in jener. So wird die Evolution zur progressiven Spezialisierung. Da aber alle Substanzen zur Autosynthese gehören, kompensieren sich die verschiedenen Spezialisten untereinander. Je nach der Art der Mutation wären unendlich viele

verschiedene Kompensationen möglich. Das kompensatorische Verhältnis muss auch nicht in jedem Fall auf Gegenseitigkeit beruhen. Es wird wohl zumeist als ein parasitisches beginnen; jeder Parasitismus wird jedoch mit der grössten Wahrscheinlichkeit allmählich in eine Symbiose verwandelt. Der anfängliche Nutzniesser wird schliesslich durch Mutationen des Wirtes in die Lage versetzt, hier so viel zu liefern, wie er dort empfängt.

Bei einer echten Symbiose kann eine unabhängige Evolution der Partner überhaupt nicht mehr in Frage kommen. So verschieden die Blütenpflanzen und Insekten sind, so gibt es doch eine kompensierende Evolution zwischen dieser Pflanze und jenem Insekt, wobei die Kompensation oft sehr spezifisch ist. Mutation hier bedingt kompensierende Mutation dort. Die Partner sind ja aufeinander angewiesen. Je höher ein Lebewesen in der Evolution steht, desto komplizierter ist das System der Kompensationen, die es mit anderen Lebewesen eingegangen ist. Nur die ganz primitiven Lebewesen wie etwa die autotrophischen Bakterien haben noch den inneren Ausgleich und brauchen daher keinen äusseren.

Wo verschiedene Lebewesen durch die Kompensation unzertrennlich verbunden werden, haben wir eine neue Einheit, eine höhere Organisation, die sich nun aus desto mehr verschiedenen Teilen zusammensetzt. Hier ist also an eine räumliche Verbundenheit gedacht, bei der wir die Teile nicht mehr als ursprünglich gesonderte Lebewesen erkennen. Ob wir etwa die Flechten, diese Kompensation zwischen Fungus und Alge, als Symbiose betrachten oder als ein Ganzes mit verschiedenen Komponenten, hängt ganz von unsrer Systematik ab. Wo uns die Partner einer Symbiose nicht als verschiedene Lebewesen bekannt sind, denken wir im allgemeinen nicht an die Möglichkeit solcher Verbindungen. Man kann zum Beispiel im Laboratorium beobachten, wie eine mutante *Neurospora*, die einen gewissen Stoff nicht erzeugen kann, sich mit einer andern kompensiert, die einen andern Stoff nicht erzeugen kann; die zwei sich ergänzenden Mutanten wachsen aufeinander zu, bis sie tatsächlich verschmelzen. Hier haben wir also eine wirkliche Symbiose. Hätten wir diese Verschmelzung aber nicht beobachtet, so käme es uns wohl nicht in den Sinn, eine sozusagen vollwertige *Neurospora* als Kompositum zweier Mutanten zu betrachten. Wenn sich die Symbionten gar innerhalb einer Zelle befinden, so wird ihre wahre Natur kaum mehr erkannt. Dennoch

können gerade solche Miniatursymbiosen zum langsamen Aufbau der Zelle geführt haben. Grüne Körperchen in einer tierischen Zelle, wie wir sie in manchen Protozoen finden, betrachten wir als symbiotische Algen. Dagegen erscheinen uns solche Körperchen in den Zellen höherer Pflanzen nicht mehr als autonome Lebewesen, obgleich wir wissen, dass die Plastiden, wenn sie einmal verloren gegangen sind, nicht von den Genen de novo erzeugt werden können. Eine ähnliche Autonomie plasmatischer Substanzen zeigen die sogenannten Kappa-Partikeln im *Paramaecium.* Es würde niemandem einfallen, die Rickettsia in den Zellen der Zecken als ein selbständiges Lebewesen zu betrachten, wenn diese nicht, auf den Menschen übertragen, als Erreger einer Krankheit erkannt worden wäre; in den Zecken kommen uns diese Partikeln wie normale Bestandteile einer Zelle vor, wie Chondriosomen, die es in allen Zellen gibt. Ein Virus wird erst als solches erkannt und bezeichnet, wenn es eine Krankheit hervorruft, wenn es also parasitisch ist. Es gibt aber Viren, die in einer Art parasitisch, in einer andern symbiotisch leben. Durch solche Vergleiche, und es liessen sich noch viele anführen, wird es plausibel, dass die Plastiden, die Chondriosomen und andere mikroskopische und submikroskopische Partikeln im Zellplasma autonome Lebewesen sind, Symbionten der Gene im Nukleus. Die Tatsache, dass diese Partikeln im allgemeinen nur im Zellplasma vorkommen und nicht als selbständig lebende Arten beobachtet werden, bedeutet keineswegs, dass sie deshalb von den Genen erzeugt werden. *Zea mays* gibt es bloss in Symbiose mit der menschlichen Gesellschaft. Daraus würde aber kaum jemand schliessen, dass der Mais vom Menschen fabriziert wird, dass diese Pflanze kein autonomes Lebewesen wäre. Und es gibt andere domestizierte Tiere und Pflanzen, die im selben Verhältnis zu tierischen Gesellschaften stehen können, wie die plasmatischen Partikeln zu den Kerngenen. Wenn wir die plasmatischen Substanzen der Zellen nicht als Genprodukte, sondern als Symbionten betrachten, so hätten wir den Grund für die Differenzierung der Zellen, eine Differenzierung allerdings, die wir beim Vielzeller nicht mehr als Phylogenese, sondern als Ontogenese bezeichnen. Die Verteilung der plasmatischen Substanzen geschähe auch wieder nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit; jede Zellteilung brächte eine Entmischung mit sich; Rekapitulation der Phylogenese ist die Ontogenese auch hauptsächlich in bezug auf die mathematischen

Regeln, denen die Evolution folgt. Die Zufälligkeiten der Verteilung, der Entmischung der Komponenten, muss wieder dasselbe Bild des Wettlaufs bieten und tut das auch. Die Ontogenese macht zuerst die schnellsten Fortschritte und verlangsamt ihr Tempo schliesslich bis zur Bedeutungslosigkeit. Die Zellen divergieren und kommen dabei mit verschiedenen Geschwindigkeiten vorwärts, das heisst, der Grad der Entmischung ist verschieden in den verschiedenen Linien. Die ersten Teilungen solcher Riesenzellen wie der Ova könnten freilich kaum V e r t e i l u n g e n sein. Erst wo die plasmatischen Substanzen zahlenmässig so verringert werden, dass Ungenauigkeiten sich bemerkbar machen können, wird es zur Differenzierung kommen. Das Mehr oder Weniger einer Partikel drückt sich stärker aus, wenn die Gesamtzahl zehn ist, als wenn sie zehntausend ist. Der heikelste Punkt in der Ontogenese ist die Entstehung der Geschlechtszellen. Man möchte überhaupt die ganze Sexualität am liebsten stillschweigend übergehen; es haftet ihr geradezu etwas Peinliches an, da ihre Genese sich in keine Theorie recht einfügen lässt. Mit dem Darwinismus kann man sich da auch nicht behelfen. Man hat zwar behauptet, die Sexualität sei von der Selektion begünstigt worden, da sie die Variabilität erhöhe, und das sei von Vorteil. Wieso es von Vorteil sein soll, ist nicht klar gemacht worden; ganz abgesehen davon ist es aber eine irrige Ansicht, dass die Sexualität die Variabilität erhöht. Es ist schon richtig, dass die Mischung der Gene eine Unzahl von Kombinationen hervorbringt; aber diese Kombinationen sind eben genau die gleichen, welche durch die zufällige Verteilung der Mutationen allein auch hervorgebracht wurden, nicht mehr und nicht weniger und nichts anderes. Die Sexualität kann die E n t m i s c h u n g der Gene nicht aufhalten und tut das bekanntlich auch nicht, sonst gäbe es keine Aufspaltung der Arten; sonst gäbe es keine Evolution, wie wir sie in der organischen Welt beobachten. — Die Schwierigkeit mit der Entmischung der plasmatischen Komponenten als Erklärung für die Genese der Geschlechtszellen ist die: Das Ovum hat nicht nur nichts verloren, sondern es hat trotz der Differenzierung, die ihm vorausging, wieder die ursprüngliche Gestalt. Es ist nun einerseits möglich dass die direkten Zellenvorfahren der Ova nur scheinbar differenziert waren, aber in Wirklichkeit nie entmischt wurden, solche Nachzügler müsste es sowieso in Übereinstimmung mit unsrer mathematischen Er-

wägung geben; es gibt darin aber auch die Möglichkeit, dass eben durch die Entmischung wieder ein Zuviel von allen Komponenten zustande kommt. Der Weg dahin führt jedoch über die Differenzierung, solange die Differenzierung auf dem quantitativen Verhältnis der Komponenten zueinander gegründet ist. Es ist, als erzielte man die Polyploidie des Kerns nicht durch die plötzliche Verdoppelung des Ganzen, sondern Schritt für Schritt durch die Verdoppelung einer jeden Komponente, und dabei würde die Erreichung der ursprünglichen quantitativen Verhältnisse der Komponenten zueinander auch über die Differenzierung führen. Das Gegenstück aber zur undifferenzierten Zelle, dem Ovum, ist das stark differenzierte Spermatozoon. Das Ovum kann immer wieder ein Individuum regenerieren, das Spermatozoon nie. Eigentlich nötig zur Reproduktion sind die Spermatozoa ja nicht, und es geht parthenogenetisch auch ganz gut ohne sie. Das Wichtige ist, die Wiedererstehung der ursprünglichen Zelle zu erklären, und diese Möglichkeit besteht zum mindesten im Rahmen der gegenwärtigen Hypothese. Es mag nicht ein völlig zufriedenstellender Grund für die seltsame Entzweiung in Weibliches und Männliches sein; eine bessere Erklärung der Sexualität lässt noch auf sich warten.

Bei der ontogenetischen Evolution mag man nun fragen, was denn eigentlich die Rolle der Gene sei, wenn alle Unterschiede zwischen den Zellen nur auf Entmischung autonomer plasmatischer Komponenten beruhen sollen. Die Zusammensetzung des Plasmas ist eben qualitativ und quantitativ von dem mutanten Stadium der Gene bedingt. Je nach der Konstitution des Kerns sind plasmatische Substanzen vorhanden. Je weniger evolviert der Kern ist, desto kleiner ist auch die Zahl der plasmatischen Substanzen und desto einfacher und kürzer daher die Ontogenese. Je höher evolviert der Kern ist, desto grösser die Zahl der plasmatischen Kompensatoren und desto länger und komplizierter daher die Ontogenese. Je grösser die anfängliche Mischung, desto länger dauert es auch, bis die Entmischung realisiert werden kann. Und erst wo die Entmischung vollständig ist, hört die Evolution auf. Die Kerngene sind also wohl dafür verantwortlich, was und wieviel entmischt wird. Am besten kann man all die ontogenetischen Beziehungen wieder veranschaulichen, wenn man an eine Symbiose höherer Ordnung denkt, wie die der menschlichen Gesellschaft mit ihrer grossen Zahl von domestizierten Tieren und Pflanzen. Die Ver-

hältnisse hier sind denen zwischen Kerngenen und Plasmagenen ähnlich, und wer sich die Miniatursymbiosen nicht gut vorstellen kann, mag sich diesen durchaus berechtigten Vergleich als Muster nehmen.

Nach vollendeter Ontogenese ist das Individuum in seiner Gesamtheit genau so ausgeglichen, wie es die Zygote war. Alles ist im selben Verhältnis, aber die einzelnen Teile sind überhaupt nur noch im Rahmen des Ganzen zu verstehen, wie die einzelnen Lebewesen nur noch im Rahmen der gesamten lebenden Welt zu verstehen sind. Gesondert entbehren die einzelnen Zellen genau so des Sinnes wie die einzelnen Arten der lebenden Welt. Schon deshalb wird es auch absurd, von irgendwelcher Konkurrenz dieser Teile untereinander zu sprechen. Wir müssten sonst gar sagen, die Nervenzellen oder die Blutkörperchen hätten in der ontogenetischen Entwicklung um ihr Dasein gekämpft und seien in diesem Kampf mit den andern Zellenarten erfolgreich gewesen.

Wo nun das Ganze auf der unbedingten Kompensation gegründet ist, da kann das Ausscheiden eines wichtigen Kompensators auch den Zusammenbruch des Ganzen bewirken. Wie das Individuum mit aufsteigender Evolution eben wegen der fortschreitenden Spezialisierung seine Regenerationsfähigkeiten verliert und wie die Beeinträchtigung eines seiner Teile alle anderen in Mitleidenschaft zieht, bis das Ganze zusammenbricht, so könnte die ganze lebende Welt an ihrer Spezialisierung einmal zusammenbrechen. Wie eine Kettenreaktion zöge das Aussterben einer Art das einer anderen nach sich. Der Tod der lebenden Welt würde wohl so plötzlich kommen, wie der des Einzelwesens, denn er hat ja mit Evolution nichts zu tun. Gewiss mag das, was beim Individuum ein paar Minuten dauert, bei der lebenden Welt in ihrer Gesamtheit immerhin ein paar Millionen Jahre erfordern. Jedenfalls hängt das Ende der lebenden Welt kaum von irgendwelchen kosmischen Katastrophen ab, sondern das Leben trägt die Ursache zu seiner Vernichtung in sich selbst, nämlich in seiner durch die Evolution bedingten übermässigen Spezialisierung.

Selbstverständlich können die Lebewesen durch eine Unzahl äusserer Umstände vernichtet werden, und das bedeutet, dass sie durch äussere Umstände zu ihrem Nutzen oder Schaden beeinflusst werden können. Das Leben kann sich natürlich nicht in einem Vakuum entwickeln, und die Selektion durch die Umwelt wird

hier auch keinesfalls verneint, ebenso wenig, wie es beabsichtigt war, das Verdienst Darwins zu schmälern. Die Selektion allein könnte aber nur für ein Chaos verantwortlich sein, denn es gibt beim Darwinismus keine vorausbestimmte Richtung der Evolution; es wird nur mit seltenem Optimismus behauptet, alles, was existiere, sei gut, da es ja von der Natur auserwählt worden sei; demnach müssten wir zu jeder Zeit in der besten aller möglichen Welten leben. Wo das Ziel dieser Weltverbesserung ist, die durch den ewigen Kampf ums Dasein angetrieben wird, das wird uns nicht verraten. Es gibt aber in der Evolution doch ein Ziel. Die Evolution ist schliesslich doch eine Orthogenese; nicht eine Orthogenese der naiven Art, wie sie letzthin wieder des öfteren proklamiert worden ist, wobei etwa Jesus Christus als das Ziel der Evolution hingestellt wurde; die hier dargelegte Orthogenese setzt als Ziel der Evolution schlechthin die grösstmögliche Entmischung der Komponenten des Organischen, mag es Kerngene betreffen wie bei der Phylogenese oder Plasmagene wie bei der Ontogenese. Die Begleiterscheinungen und Folgen dieser Entmischung des Organischen sind hier besprochen worden. Etwas Ordentliches und Gesetzmässiges liegt in diesen Wandlungen des Organischen, eine Determination, an deren grossen Zügen die Selektion nichts ändern kann. Die organische Evolution strebt auf ihr Ziel zu mit oder ohne Selektion und erreicht ihre Vollendung in dieser biologischen Entropie.

Mag das Bild, das hier von der Evolution gezeichnet worden ist, auch manches Detail vermissen lassen; wenn man die grosse Szenerie des Lebendigen betrachten will, so muss man schon einen Aussichtspunkt finden, von dem aus man so viel wie möglich vom Ganzen sehen kann; eine Gefahr muss man dabei freilich auf sich nehmen: dass man nämlich auf der Suche nach solch einem Aussichtspunkt gelegentlich auch einmal in die Irre geht.
